Note préliminaire sur les affinités phylogénétiques des Polyptéridés.

Par Jacques Daget.

Les affinités phylogénétiques des Polyptéridés sont longtemps restées énigmatiques, aussi les systématiciens ont-ils rattachés ces Poissons tantôt aux Crossoptérygiens, tantôt aux Actinoptérygiens, à moins qu'ils ne les aient isolés dans un groupe intermédiaire, sous le nom de Brachioptérygiens.

En considérant de nouveau le problème, à la lumière des plus récents travaux sur l'organisation des Poissons osseux fossiles, j'ai été conduit à considérer la famille des Polyptéridés comme l'aboutissement d'une branche évolutive issue de la souche commune à tous les Actinoptérygiens. Cette famille sera définie ici par la diagnose suivante :

Fam. Polypteridae.

Corps entièrement couvert d'écailles rhombiques de type palaeoniscoïde, formées de trois couches superposées de ganoïne, de dentine trabéculaire (cosmine) et d'isopédine. Chaque rangée transversale d'écailles correspond à un métamère (monomérisation). Nageoire caudale hétérocerque, à lobe hypochordal arrondi. Partie antérieure de la dorsale épineuse fragmentée en un nombre variable de pinnules, soutenues chacune par un rayon dermique bifide, fortement ossifié. Partie postérieure de la dorsale molle continue avec la caudale. Lépidotriches en même nombre que les rayons internes à la dorsale, plus nombreux à l'anale. Pectorales munies d'un lobe basilaire écailleux; l'endosquelette, d'un type particulier *(brachipterygium)*, comprend deux marginaux, une plaque centrale et une série d'actinaux. Pas de mésocoracoïde. Clavicules bien développées. Squelette axial fortement ossifié. Vertèbres holospondyles amphicoeles ; supraneuraux indépendants. Côtes osseuses et pleuroïdes entièrement ossifiés. Neurocrâne partiellement ossifié. Pas de myodome ni de fosse de Bridge. Un canal aortique occipital. Parasphénoïde s'étendant jusqu'à l'extrémité postérieure du crâne. *Processus ascendens* traversé par un canal carotidien. Pas de canal spiraculaire. Communication bucco-hypophysaire chez les jeunes. Deux narines externes de chaque côté ; l'antérieure s'ouvre à l'extrémité d'un tentacule nasal, la postérieure entre la base du tentacule et l'œil. Pas de narines internes. Deux ossifications seulement au palato-carré : l'autopalatin et le quadratum. Un dermométaptérygoïde. Deux ossifications également à la mandibule : le mentomeckelien

Bulletin du Muséum, 2e série, t. XXI, n° 5, 1949.

et l'articulaire. Pas d'apophyse coronoïde, mais un cartilage labial. Pas de symplectique. Suspension de la mâchoire de type méthyostylique. Hyomandibulaire surmonté d'un hyomandibulaire accessoire à deux composants. Quatre arcs branchiaux. Canal sensoriel infraorbitaire et canal sensoriel supraorbitaire se joignant dans le dermosphénotique. Pas de canal jugal. Pas de pariétal ni d'interopercule. Un seul gulaire pair. Maxillaire soudé à l'infraorbitaire. Prémaxillaire soudé à l'antorbitaire. Pas de postrostral entre les os nasaux, ces derniers étant au nombre de trois. Une série de plaques osseuses spiraculaires. Un spiraculum fonctionnel mais pas de pseudobranchie. Branchies externes transitoires chez le jeune. Vessie aérienne bilobée, s'ouvrant ventralement dans l'intestin antérieur.

La famille des Polyptéridés comprend les deux seuls genres *Polypterus* et *Calamoichthys*. Le second diffère du premier par des caractères de spécialisation plus poussée (forme anguilloïde, multiplication des métamères et des rangées transversales d'écailles, disparition des nageoires pelviennes et du sous-opercule...), et par la persistance à l'état adulte de caractères essentiellement juvéniles chez *Polypterus* (vertèbres chordacentriques, communication bucco-hypophysaire, ossification plus faible du neurocrâne...). *Calamoichthys* dérive donc probablement de *Polypterus* : il ne peut, en tous cas, fournir aucune indication sur les formes ancestrales qui ont précédé les plus primitifs des Polyptères actuels.

A certains points de vue, les Polyptéridés ont atteint un degré d'évolution comparable à celui des Holostéens et même des Téléostéens, notamment en ce qui concerne la disposition des canaux sensoriels céphaliques et des os dermiques du crâne, l'ossification précoce et complète du squelette axial, la nageoire dorsale à partie antérieure épineuse comme celle des Perciformes, etc... Je voudrais seulement dans cette courte note attirer l'attention sur certaines particularités, jusqu'ici méconnues ou sous-estimées par les auteurs, et qui autorisent un rapprochement entre les Polyptéridés et les Actinoptérygiens les plus primitifs de l'ère primaire et du début de l'ère secondaire.

La structure archaïque des écailles avait déjà été reconnue par Goodrich (1907) et plus récemment, par Aldinger (1937). En fait, les processus de croissance et les remaniements de la substance osseuse qui se produisent au moins au début de la vie de l'animal, n'existaient exactement identiques chez aucune des formes fossiles actuellement connues. Mais il ne s'agit que de différences portant sur des points de détail d'importance secondaire, et qui ne sauraient masquer le fait fondamental que les écailles ganoïdes des Polyptères appartiennent au sous-type palaeoniscoïde. La persistance chez une forme vivante d'un revêtement dermique presque identique à celui qui caractérisait les Actinoptérygiens de l'ère primaire,

constitue un phénomène intéressant en soi, et dont l'étude pourra conduire à une meilleure compréhension de la biologie des Poissons fossiles.

Dans le neurocrâne, qui reste en partie cartilagineux, s'individualisent cinq centres pairs d'ossification ; savoir : un ectethmoïde, un sphénoïde, un autosphénotique, un otique et un occipital. Pehrson (1947) a, en outre, signalé un centre d'ossification qui se résorbe peu après son apparition et qui correspond à un prootique. Ce mode d'ossification du neurocrâne diffère de celui des Holostéens et des Téléostéens, qui présentent toujours un nombre d'os plus élevé. Il rappelle par contre celui des Acipenséridés et des fomres de l'ère secondaire à neurocrâne partiellement ossifié.

Un canal aortique traversant la base de l'occipital, une communication bucco-hypophysaire à travers le plancher du neurocrâne et le parasphénoïde, une commissure préfaciale séparant le *foramen trigeminum* du *foramen faciale*, bien que les ganglions géniculé et de Gasser soient extracrâniens, se rencontraient également chez les moins évolués des Actinoptérygiens. Doivent en outre être comptés au nombre des caractères primitifs : la présence de clavicules bien développées à la ceinture scapulaire dermique, l'absence d'interopercule, l'excès du nombre des lépidotriches sur celui des ptérygiophores à la nageoire anale. Un canal pour le passage de la carotide commune, homologue de celui qui traverse la base du *processus ascendens* du parasphénoïde des Polyptéridés, a été signalé chez *Glaucolepis*. On se trouve vraisemblablement là en présence d'une disposition primitive, dont dérivent celles que l'on observe habituellement : soit que la carotide passe au-dessous du parasphénoïde, soit qu'elle emprunte un canal parabasal creusé sur la face ventrale du neurocrâne au-dessus du parasphénoïde.

La ceinture scapulaire primaire, par la disposition des masses musculaires abductrices et adductrices et des nerfs diazonaux, peut être comparée à celle de *Glaucolepis*. Enfin et malgré l'absence de preuve formelle, puisque aucun état intermédiaire ne nous est connu, il paraît justifié d'admettre que la brachiptérygie dérive d'une ichthyoptérygie primitive typique, par suite d'une spécialisation très poussée et particulière à la lignée évolutive dont les Polyptères représentent l'aboutissement. Cette conclusion est de nature à lever l'objection la plus grave qui avait été opposée au rattachement des Polyptéridés aux Actinoptérygiens.

Les ressemblances avec les formes archaïques primaires et secondaires sont trop précises, et portent sur un nombre trop grand de caractères indépendants les uns des autres, pour pouvoir être expliquées comme des convergences fortuites. Elles traduisent à n'en pas douter une parenté phylogénétique réelle et permettent d'affirmer que les Polyptéridés descendent d'un groupe d'Actinoptérygiens

non spécialisés de l'ère primaire, très vraisemblablement de la famille des *Elonichthyidae*.

Si l'on admet de plus que l'évolution de la lignée des Polyptéridés s'est poursuivie depuis le début de l'ère secondaire dans les eaux douces du Centre de l'Afrique, on expliquera d'une façon fort plausible les faits suivants :

1) Les Polyptéridés sont cantonnés dans les fleuves et les lacs africains, le centre de dispersion des espèces actuelles coïncidant à peu près avec le bassin du Congo.

2) Les seuls restes fossiles (écailles) qui puissent être attribués à des Polyptéridés, et dont les plus anciens datent de la fin de l'ère secondaire et de l'Eocène, ont été recueillis en bordure de l'aire de répartition actuelle. Celle-ci paraît donc n'avoir pas changé depuis une époque géologique très ancienne.

3) Parmi les caractères morphologiques et anatomiques des Polyptéridés, les uns sont restés franchement archaïques, alors que d'autres témoignent une évolution orthogénétique originale ou parallèle à certaines de celles qui se sont produites parmi les Holostéens et les Téléostéens.

Je ne m'arrêterai pas sur les difficultés rencontrées par les systématiciens pour ordonner d'une façon cohérente et rationnelle les diverses familles d'Actinoptérygiens vivants et fossiles en divisions taxonomiques d'ordre plus élevé. Ces difficultés ne peuvent être ni esquivées, ni tranchées en quelques lignes. Je me bornerai donc à donner quelques indications schématiques qui concrétiseront l'état actuel de nos connaissances anatomiques, laissant aux spécialistes de la Systématique le soin d'y introduire les aménagements de détail nécessaires.

Les auteurs s'accordent pour réunir les Actinoptérygiens les plus primitifs dans un groupe pour lequel le nom de Palaeoniscoïdes semble devoir être adopté. Il comprend en effet plusieurs familles (notamment celles des *Palaeoniscidae* et des *Elonichthyidae*), et probablement même plusieurs ordres. Ce sont les seuls Actinoptérygiens ayant joué un rôle important dans les faunes aquatiques de l'ère primaire.

A partir de ce groupe palaeoniscoïde relativement homogène par ses caractères morphologiques, se sont individualisées plusieurs branches évolutives divergentes. L'une très touffue et très ramifiée, et dont l'origine est peut-être polyphylétique, correspond à l'immense ensemble des Holostéens et des Téléostéens. Ses premiers représentants apparaissent au Permien avec *Acentrophorus* ; au Secondaire, il relaye pratiquement tous les autres groupes de Vertébrés aquatiques archaïques. Pour cet ensemble, dans lequel ordres et

super-ordres restent difficiles à définir, je retiendrai le nom d'Holostéoïdes.

La famille des Polyptéridés, bien qu'isolée dans la faune actuelle, a été nécessairement précédée de formes moins spécialisées et qui, nous l'avons vu, ont du établir une filiation directe depuis les *Elonichthyidae*. Pour cette branche évolutive, dont la Paléontologie ne nous a jusqu'à présent à peu près rien révélé, je propose le nom de Polyptéroïdes.

Un autre groupe évolutif distinct des précédents, mais plongeant également ses racines dans celui des Palaeoniscoïdes primaires, est représenté actuellement par les *Acipenseridae* et les *Polyodontidae*. Cette branche évolutive ne fut jamais très florissante ; on lui connaît peu de rameaux latéraux. Je désignerai ces formes sous le nom de Chondrostéoïdes, pour rappeler l'importance acquise par les tissus squelettiques cartilagineux au dépens des tissus osseux.

Il faut signaler enfin les Cheirolépoïdes, représentés seulement par le genre *Cheirolepis* du Dévonien. Il s'agit d'Actinoptérygiens assez différents des Palaeoniscoïdes, et qui, par conséquent, appartiennent à un rameau évolutif détaché très tôt de la souche commune et qui s'est éteint avant le Carbonifère.

Les cinq groupes d'Actinoptérygiens énumérés ci-dessus présentent à bien des points de vue des inégalités considérables. Les Palaeoniscoïdes constituent la souche ancestrale dont sont issus les quatre autres groupes. Parmi ceux-ci, les Holostéoïdes comprennent la presque totalité des Poissons osseux modernes et offrent une diversité de spécialisation vraiment extraordinaire. L'importance des Chondrostéoïdes est toujours restée beaucoup plus modeste ; quant aux Polyptéroïdes et aux Cheirolepoïdes, représentés les uns et les autres par une seule famille et un nombre très restreint d'espèces, ils méritent d'être qualifiés de monotypiques. Néanmoins, au point de vue de l'Anatomie Comparée, Palaeoniscoïdes, Holostéoïdes, Polyptéroïdes, Chondrostéoïdes et Cheirolépoïdes groupent des formes auxquelles il convient d'accorder une égale importance dans l'étude de l'évolution des types morphologiques.

Laboratoire des Pêches et Productions coloniales d'origine animale du Muséum.